Stapfia	55	113-124	11. September 1998

Melanismus bei Arten der Gattung *Melanargia* MEIGEN [1828] (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae)

Sigbert WAGENER

A b s t r a c t : Melanism in species of genus *Melanargia* MEIGEN [1828] (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae). - The author describes the occurrence of extremely darkened populations of several butterfly species of the genus *Melanargia*. But, since no experimental examinations are available up to now, nothing else can be done at the moment than just to mention the phenomenon as such and - based on observations in the field and character analyses - to suppose a variation of an extremely complex nature parallel to changing climate. Several other possible attempts to explain the phenomenon (thermoregulation, cryptic pattern, selection) are discussed. Since no satisfying solutions are recognizable it is hypothesized that the strongly darkened populations occurring in moist and warm places are relicts of the Pliocene fauna, and that populations with strongly reduced black markings living in dry and relatively cold places are likely of pleistocene origin.

K e y w o r d s : *Melanargia*, Southern Alps, Turkey, East Asia, Variation parallel to changing climate, Relict melanism.

Einleitung

Die rein paläarktisch verbreitete Gattung *Melanargia* MEIGEN [1828] umfaßt 22 Arten, die sich alle durch ein charakteristisches Schwarz-Weiß-Muster (SCHWANWITSCH 1931) der Flügel auszeichnen. Man nennt sie daher „Schachbrettfalter". Sowohl die interspezifische als auch die geographische intraspezifische Variation erstreckt sich im wesentlichen auf die jeweilige Ausdehnung der schwarzbraunen Muster im Basal- und Zentralfeld sowie in den marginalen und submarginalen Bereichen der Vorder- und Hinterflügel, während das Außenfeld in der Regel weiß bleibt. Die spezifischen schwarzen Muster entstehen durch die Ablagerung von Melanin, einem braunen bis schwarzen, schwerlöslichen und beständigen Pigment, in den Flügelschuppen genetisch determinierter Flügelbereiche. Ausgangsstoff der Melaninbildung ist das in der Kutikula enthaltene Tyrosin, das in Gegenwart des auf dem Blutweg hinzutretenden Enzyms Phenoloxydase (=Tyrosinase) als Katalysator durch Oxydation über Dopa (Dihydroxyphenylalanin) in Melanin übergeführt wird (THOMSON 1960, ROBINSON 1971, KETTLEWELL 1973, WEBER 1974, KAYSER 1985). Nigristische und melanistische Individualformen wurden von fast allen Arten beschrieben und benannt. Sie sind insofern von Interesse, als sie durch die Störung der normalen Melaninverteilung gewisse Hinweise auf den Mechanismus der Ausprägung der Muster zulassen.

Neben dem Auftreten solcher individueller Aberrationen steht die Beobachtung, daß der Habitus der Populationen einer Art oft über größere geographische Gebiete hinweg erstaunlich konstant bleibt, dann aber gleitende oder auch ziemlich abrupte Merkmalsgefälle zwischen den Populationen oder Populationengruppen vorhanden sind. Es ist geradezu ein Charakteristikum fast aller *Melanargia*-Arten, daß ihre Populationen ein weites Spektrum von einem (sehr) hellen Habitus mit stark reduzierter Musterzeichnung bis hin zu einem sehr dunklen Habitus zeigen, der durch eine außergewöhnliche Verbreiterung der schwarzen Zeichnungsmuster (Nigrismus) oder, im Extrem, fast völlige Schwärzung der Flügeloberseite (Melanismus) zustandekommt. Die Männchen werden in der Regel stärker von melanistischen Tendenzen

erfaßt als die Weibchen. Die Unterseite der Falter zeigt zumeist ebenfalls solche Tendenzen; doch folgt die Ausprägung eigenen Gesetzen, unabhängig von der Oberseite. So tritt z. B. bei *Melanargia galathea* die an das weibliche Geschlecht gebundene f. leucomelas, bei der die Unterseite der Hinterflügel nahezu zeichnungslos gelblichweiß ist, in stark verdunkelten Populationen viel häufiger auf als in normal hellen Populationen. Das Phänomen stark verdunkelter Populationen soll hier näher beschrieben und diskutiert werden

Beschreibung des Phänomens

Extrem verdunkelte Populationen von *Melanargia galathea* (LINNAEUS 1758)

1971 entdeckten Magdalene und Josef Klimesch und Ernst Rudolf Reichl im Valcellina im westlichen Friaul (Italien) eine Population von *Melanargia galathea* mit einem ungewöhnlich dunklen Habitus. Mit Hilfe biometrischer und statistischer Methoden konnte REICHL (1975) nachweisen, daß extrem dunkle Falter sich zu über 75 % im mittleren Bereich des Valcelllina um Barcis, Andreis und Arcola konzentrieren. Nordwestlich dieses Zentrums sinkt der Anteil extrem verdunkelter Falter bereits bei Cellino auf 56 % und nur 1,7 km weiter im Val Ferron auf nur noch 32 %. In den Populationen von Pinedo, Cimolais und Claut im oberen Bereich des Valcellina fällt der Anteil ziemlich abrupt auf unter 20 %. Nach Nordosten hin beträgt der Anteil extrem dunkler Individuen in den Populationen am Lago di Tramonti, im Val Chiarzo, bei Tramonti di mezzo und Campone ebenfalls weniger als 20 %. Wo die Cellina bei Maniago in die Ebene eintritt und im Tal des Tagliamento werden keine extrem dunklen Falter mehr gefunden. REICHL (1975) benannte die Populationen mit einem Anteil von über 50 % extrem dunkler Falter subspec. *magdalenae* und die mit einem Anteil von unter 50 % bis 1 % subspec. *tramontina*. Alle benachbarten Populationen Friauls mit einem Anteil von 0 % extrem dunkler Exemplare gehören zur subspec. *elvira* FRUHSTORFER 1920. Ein ähnlich steiles Merkmalsgefälle fand REICHL (1962) in Friaul zwischen gelbflügeligen und rotflügeligen Populationen der *Zygaena transalpina* ESPER 1781.

Extrem verdunkelte Populationen von *Melanargia syriaca* (OBERTHÜR 1894)

Diese Art kommt in drei Unterarten in der Türkei vor, deren jede in ihrem Kernareal sehr dunkle und an den Arealrändern weniger dunkle Populationen umfaßt, in etwa entsprechend den Subspezies *magdalenae* und *tramontina* von *Melanargia galathea*. Bei den Männchen der melanistischen Populationen ist die Discoidalzelle der Vorder- und Hinterflügel in der Regel vollständig schwarzbraun beschuppt. Die subspec. *syriaca* bewohnt das Amanos-Gebirge (Provinzen Hatay, Kahramanmaraş, Adana) bis nördlich Saimbeyli in Höhen zwischen 800 und 1600 m NN. Die dunkelsten Populationen findet man im Amanos-Gebirge zwischen dem Nurdağı-Paß im Norden und dem Belem-Paß im Süden. Eine extrem verdunkelte Form wurde gegen Ende des vorigen Jahrhunderts an den Osthängen des Daz Dağı westlich von Hassa bei dem Dorf Akbes gesammelt und von OBERTHÜR (1894) als „aberration mélanienne" *gnophos* beschrieben. Südlich des Belem Passes und nordwestlich Kahramanmaraş werden die Populationen heller, und die Falter zeigen verstärkt weiße Anteile in den Diskoidalzellen der Vorder- und Hinterflügel; siehe HESSELBARTH, VAN OORSCHOT & WAGENER (1995) Band 3: Taf. 46.

Von der subspec. *kocaki* WAGENER 1983 leben Populationen mit extrem verdunkelten Männchen in Eichenbeständen der türkischen Provinzen Elazığ, Bingöl, Muş und Tunceli, die am Pülümür Paß und auf der Nordseite der Munzur Dağları abrupt in habituell hellere Populationen übergehen, die von der zentralanatolischen *Melanargia larissa noacki* WAGENER 1983 kaum mehr zu unterscheiden sind; siehe HESSELBARTH, VAN OORSCHOT & WAGENER (1995) Band 3: Taf. 46.

Das gleiche Phänomen läßt sich bei der subspec. *karabagi* KOÇAK 1976 feststellen, die im äußersten Südosten der Türkei, in den Provinzen Şırnak, Hakkari und Van lebt. Hier liegen fast die gleichen Verhältnisse wie im Valcellina in Friaul vor. Das enge, steile Talsystem des Großen Zab und seiner Zuflüsse zwischen dem Süvarihalil Paß und Bağışlı an der Einmündung des Nehil Çayi (Provinz Hakkari) birgt Populationen, in denen über 50 % extrem verdunkelte Individuen auftreten. Nach Westen zu bis zum Tanintanin Paß (Provinz Şırnak) und in den Bergen südlich des Van Sees (Provinz Van) sinkt der Anteil extrem verdunkelter Exemplare sehr bald bis auf unter 10 %, so daß dort, wo diese helleren Populationen mit etwas stärker gezeichneten Populationen der normalerweise recht hellen *Melanargia grumi* STANDFUSS 1892 zusammen vorkommen, beide nur sehr schwer zu trennen sind; siehe HESSELBARTH, VAN OORSCHOT & WAGENER (1995) Band 3: Tafel 47.

Extrem verdunkelte Populationen von *Melanargia larissa* (GEYER 1828)

Diese Art besitzt ein kleines Areal extrem verdunkelter Populationen der subspec. *lesbina* WAGENER 1976 in der Umgebung der Stadt Karacabey (Türkei, Provinz Bursa), von wo aus immer heller werdende Populationen über Susurluk, Balıkesir und Edremit zu sehr hellen Populationen auf der griechischen Insel Lesvos überleiten (WAGENER 1976, 1983a). Nigristische Populationen im Südosten der Republik Mazedonien und der benachbarten griechischen Provinz Makedonien stehen sehr hellen Populationen in Thessalien, Viotia (=Böotien) und Attika gegenüber. In Ostanatolien fliegen die dunkelsten, nigristischen Populationen der subspec. *noacki* WAGENER 1983 im engen, west-ostgerichteten Flußtal des Çoruh bei İspir (Provinz Erzurum), während rund 100 km weiter südlich im Hochland von Erzurum die hellsten Populationen dieser Unterart vorkommen (WAGENER 1983a, HESSELBARTH, VAN OORSCHOT & WAGENER 1995).

Extrem verdunkelte Populationen von *Melanargia meridionalis* FELDER C. & R. 1862

Unter den ostasiatischen Arten der Gattung *Melanargia* ist das Phänomen extremer Verdunkelung in bestimmten Populationen fast noch auffallender als in der Westpaläarktis. Im „Snowy Valley" südwestlich Ningbo (Ningpo) in Ostchina, Provinz Zhejiang (Tschekiang), und bei Suzhou (Sutschou) am Tai Hu in der Provinz Jiangsu (Kiangsu) wurden vor 1920 in größerer Zahl in den schon ohnehin dunkel kolorierten Populationen Exemplare mit fast ganz schwarzbrauner Ober- und Unterseite gefunden, die von HOULBERT (1922) als *Epimede fuscissima* beschrieben wurden; siehe WAGENER (1959-1961): Taf. 27.

Am Tapaishan im Qin Ling (Tsinlingshan) in China, im Süden der Provinz Shaanxi (Shensi) sind in den dortigen Populationen über 90 % der Individuen extrem verdunkelt (subspec. *tapaishanensis* FORSTER 1942; siehe WAGENER (1959-1961): Taf. 30).

Extrem verdunkelte Populationen von *Melanargia lugens* HONRATH 1888

Diese chinesische Art zeigt eine ganze Palette geographisch getrennter Unterarten, die von einer „normal" hellen subspec. *clarens* WAGENER 1959 aus dem Quin Ling (Tsinlingshan), im Süden der Provinz Shaanxi (Shensi), graduell zur extrem verdunkelten subspec. *lugens* aus der Umgebung von Jiujiang (Kiukiang) und des Poyang Hu (Pojang Sees) in der Provinz Jiangxi (Kiangsi) führt; siehe WAGENER (1959-1961): Taf. 38.

Extrem verdunkelte Populationen von *Melanargia epimede* STAUDINGER 1892

Der aus der weiten Lößdecke der Provinz Shanxi (Shansi, China) bis zu 2600 m inselartig aufragende und oberhalb 1400 m NN bewaldete Mien Shan birgt in der subspec. *pseudolugens*

FORSTER 1942 extrem verdunkelte Populationen dieser Art; siehe WAGENER (1959-1961): Taf. 46.

Was verursacht den Melanismus?

Die Frage nach der Verursachung melanistischer Populationen in der Gattung *Melanargia* kann von der Genetik und von der Ökologie her angegangen werden.

Der genetische Hintergrund

Die Melanargien sind für experimentelle Untersuchungen im Freiland und Labor, insbesondere für Kreuzungsversuche, ein denkbar ungeeignetes Objekt, weil sie univoltin sind und bei Zuchten extrem hohe Verluste auftreten (SPICHER 1984, JUTZELER et al. 1995, 1996, WAGENER unveröffentlicht). Außer über *M. galathea* ab. aperta (REBEL 1910) scheint nichts veröffentlicht worden zu sein. Bei ihr ist oberseits im Zentralfeld der Vorder- und Hinterflügel die Zeichnung der Proximal- und Distalbinde von der Kosta bis zur Ader cu_2 stark reduziert oder fehlt ganz, während die Basalschatten beider Flügelpaare normal ausgestaltet sind; die Ausprägung der marginalen Bereiche variiert. Diese Aberration ist der heterozygote Ausdruck eines autosomalen dominanten Gens. Den Homozygoten fehlt die Ausbildung des Zentralfeldes oberseits und unterseits vollständig; die marginalen Muster bilden oberseits eine geschlossene schwarze Umrandung oder zeigen eine streifige Auflösung. Die Unterseiten neigen zur Reduktion der Ozellen. Das mutierte Gen bewirkt außerdem eine geringere Flügelgröße, besonders der Weibchen (COLLIER 1955). Die sehr selten gefundenen total schwarzen Individuen von *Papilio machaon* LINNAEUS 1758, *Limenitis camilla* (LINNAEUS 1764) *und M. galathea* beruhen nach KETTLEWELL (1973) vermutlich auf einer sich homozygot rezessiv ausprägenden Mutation mit negativen Auswirkungen auf die Vitalität des betroffenen Falters. Wenn aber ganze Populationen konstant ein extrem verdunkeltes Kleid tragen, müssen die den Melanismus auslösenden Gene einen dominanten Erbgang aufweisen. Bei mehreren Nachtfaltern, die das Phänomen des Industriemelanismus zeigen, konnte die Dominanz der beteiligten mutierten Gene inzwischen mit hoher Wahrscheinlichkeit nachgewiesen werden (CLEVE 1970, KETTLEWELL 1973, MIKKOLA 1980). KETTLEWELL (1973) legte am Beispiel des Birkenspanners *Biston betularia* (LINNAEUS 1758) dar, wie sich der Aufbau und Abbau der Dominanz der melanististischen f. carbonaria in wenigen Generationen vollziehen kann. Die bei der Erforschung des Industriemelanismus gewonnenen Erkenntnisse können freilich nicht ohne weiteres auf den Melanismus in der Gattung *Melanargia* übertragen werden. Doch läßt die Erfahrung, daß bei allen Zuchten von *M. galathea magdalenae* (ARHEILGER 1980), *syriaca syriaca* und *syriaca karabagi* (HESSELBARTH, VAN OORSCHOT & WAGENER 1995) unter ganz anderen Bedingungen als in der freien Natur die Nachkommen den Elterntieren stets gleich waren, eigentlich keine andere Annahme als die einer dominanten Vererbung der für den Melanismus verantwortlichen Gene zu.

REICHL (1975) vermutete eine polygene Verursachung des Melanismus von *M. galathea magdalenae*. Zu denken wäre an eine additive Polygenie. Unveröffentlichte Merkmalsanalysen des Verfassers an verschiedenen *Melanargia*-Arten ließen erkennen, daß die einzelnen Merkmale der schwarzen Flügelmuster unabhängig voneinander und in wechselnden Kombinationen ausgeprägt werden können. So erfolgt z. B. die Melanisation der Diskoidalzelle der Vorder- und Hinterflügel unabhängig vom Grad der Melanisation des Zentralfeldes und der basalen Flügelbereiche, wie auch die marginalen Bereiche wiederum unabhängig von den übrigen eine mal stärkere, mal geringere Melaninablagerung erfahren können. In vielen Fällen verläuft aber die Melanisation der verschiedenen Flügelbereiche konform. Ein multifaktorieller Melanismus konnte inzwischen beim Industriemelanimus verschiedener Nachtfalter nachgewiesen werden (KETTLEWELL 1973). Vom Zweipunktmarienkäfer *Adalia bipunctata* (Coccinellidae) weiß man, daß die häufigsten Morphen auf drei allelomorphen Genen basieren, von denen eines

rezessiv für die gelbrote helle Morphe verantwortlich ist, während die beiden anderen dominant zwei geringfügig unterschiedene melanistische Morphen verursachen. Die Gene weiterer seltener Zwischenformen gehören derselben Serie multipler, teils dominanter, teils rezessiver Allele an (FÜRSCH 1967).

Der Einfluß äußerer Faktoren der Umwelt

Bei den ostasiatischen Arten *Melanargia halimede* und *epimede* liegt eine geographische Variation des Melanisationsgrades vor, bei der in auffallender Weise Populationen beider Arten mit stark reduzierten schwarzen Zeichnungen im Amurgebiet über das Ussurigebiet, Nord- und Mittelkorea bis zur Insel Quelpart vor der Südküste Koreas schrittweise von immer dunkler werdenden Populationen abgelöst werden. Das steht in Parallele mit zunehmend höheren Temperaturen und Feuchtegraden von Nord nach Süd während der Entwicklungszeit der Falter im letzten Larval- und Puppenstadium (April bis Juni); vgl. WAGENER (1959-1961): 108-113, 123-126.

Im Vorderen Orient tritt *Melanargia titea* (KLUG 1832) in küstennahen Populationen Israels und Libanons in einem nigristischen Habitus auf, der nach Nordosten über Jordanien und Syrien bis in die türkischen Provinzen Hatay, Gaziantep, Kahramanmaraş und Adıyaman mit dem abnehmenden Einfluß des mediterranen Klimas stufenweise heller und in der Provinz Urfa unter kontinentalen Bedingungen extrem hell wird (WAGENER 1983b).

In Westeuropa konnten DESCIMON & RENON (1975) an den französischen *Melanargia galathea*-Populationen, die von Westfrankreich nach Südostfrankreich immer dunkler werden, eine Korrelation zwischen dem Melanisationsgrad und den makroklimatischen Faktoren Temperatur, Luftfeuchte, Sonnenscheindauer und dem Verhältnis der Sonnenscheindauer zur Luftfeuchte nachweisen.

Andere extrem verdunkelte Populationen leben in einem Klima mit milden Wintern und feuchtwarmen Sommern, wie *Melanargia meridionalis* im unteren Yangste-Gebiet und *lugens* am Poyang Hu im südlichen Ostchina. Die Lebensräume der *Melanargia meridionalis tapaishanensis* und *epimede pseudolugens* im nördlichen Zentralchina sind durch hohe Gebirge vor kalten Nordwinden geschützt und weisen zumindest während des Sommermonsuns, also während der entscheidenden Entwicklungsphase der Falter, feuchtwarme Bedingungen auf.

Vergleicht man die Lebensräume der melanistischen Populationen *von Melanargia galathea magdalenae, syriaca karabagi* und *meridionalis* f. fuscissima miteinander, scheinen ihnen bestimmte topographische und klimatische Faktoren mehr oder weniger gemeinsam zu sein:

Der mittlere Abschnitt des Valcellina in Friaul, das Zab-Tal im äußersten Südosten der Türkei und das „Snowy valley" südwestlich Ningbo (Ningpo, Ostchina) verlaufen in westöstlicher Richtung. Das bedeutet, daß der Südhang des engen Valcellina und des ebenso engen Zab-Tales ein hohes Maß an Einstrahlung erhält, dadurch frühzeitig schneefrei wird und sich bald erwärmt, während Schmelzwasser aus höheren Lagen die unteren Hänge feucht halten. Die Luftfeuchtigkeit ist relativ hoch, im Valcellina noch verstärkt durch den Stausee von Barcis. Galeriewald entlang des Zab und seiner Zuflüsse in der türkischen Provinz Hakkari zeugt von der klimatischen Begünstigung der Talböden. Künstlich bewässerte Wiesen und Felder erhöhen die Luftfeuchte. Im „Snowy valley" sorgen zahlreiche Wasserfälle für eine zusätzliche Erhöhung der Luftfeuchte. Die dunkelsten Populationen von *M. larissa noacki* fliegen am Südfuß des Ovit Geçidi bei İspir (Türkei, Provinz Erzurum) im engen Tal des Çoruh, der hier von West nach Ost fließt.

Andere Verhältnisse liegen im parallel zur türkischen Ostküste des Mittelmeeres verlaufenden Amanosgebirge vor. Es erhält Niederschläge von über 1000 mm, hauptsächlich im Winter und Frühjahr. Im Frühsommer bis in den Juli hinein steigen an den Westflanken bald nach Sonnenuntergang von der Küste her sehr oft dichte Nebel empor, deren Feuchtigkeit alles durchdringt. In dieser Nebelzone liegen zwischen 800 und 1700 m Höhe die Biotope von

Melanargia syriaca syriaca. Die Sonneneinstrahlung ist besonders intensiv, aber im Mai und Juni herrscht tagsüber oft ein sehr starker Westwind, der die Temperaturen nicht allzu hoch steigen läßt.

Diskussion

Aus diesen Beobachtungen und Analysen einer nicht zu leugnenden klimaparallelen Variation könnte vorschnell geschlossen werden, daß die beschriebenen melanistischen Erscheinungsformen lediglich das Ergebnis des Einflusses der Temperatur und Feuchte seien. Für einzelne nigristisch veränderte Individuen in einer Population mag das zutreffen, wenn z. B. die Entwicklungsgeschwindigkeit durch Umwelteinflüsse stärker verzögert wird als die Melaninbildung (WEBER 1974). Für ganze Populationen stellt sich der Sachverhalt nicht so einfach dar. Das Vorkommen extrem melanistischer Populationen in Biotopen mit auffallender Übereinstimmung in der Topographie und den klimatischen Bedingungen (Valcellina, Zab-Tal, „Snowy valley") ist zwar beachtenswert, kann aber auch reiner Zufall sein. Ob tatsächlich ein kausaler Zusammenhang besteht, bedarf jedenfalls noch eingehender Untersuchungen. In anderen Fällen, z. B. für die melanistische Population von *Melanargia larissa lesbina* aus der Umgebung von Karacabey in Nordwestanatolien sowie für die Populationen von *Melanargia syriaca kocaki* im südlichen Ostanatolien, lassen sich derzeit keine Beziehungen zum örtlichen Makroklima erkennen. Es ist auch durchaus nicht so, – zieht man das gesamte Variationsspektrum innerhalb der Gattung *Melanargia* in Betracht – daß, gegenüber dem Durchschnittstyp der Art, in jedem Fall die Regel gelten würde: feucht-warmes Klima – verdunkelter Habitus, trocken-kaltes Klima – aufgehellter Habitus.

Für das Entstehen und Verschwinden ganzer melanistisch veränderter Populationen ist sicher nicht nur ein Faktor verantwortlich. In Wirklichkeit dürfte der Melanismus das Produkt eines sehr komplexen Zusammenwirkens innerer genetischer und äußerer physikalischer Faktoren sein. Die den Melanismus bewirkenden Gene könnten mit anderen Genen gekoppelt sein, die den Stoffwechsel, die Vitalität, Fitness oder Fertilität beeinflussen und bei sich ändernden äußeren Bedingungen von Vorteil oder Nachteil sein. Wie die genetische und die ökologische Komponente des Melanismus im Entwicklungsprozeß der Melanargien sich gegenseitig bedingten, ist noch völlig ungeklärt, ebenso der physiologische Hintergrund.

Welchen Sinn hat der Melanismus?

Bringt der Melanismus den Melanargia-Populationen irgendeinen Vorteil? Hat er Selektionswert? Dazu im Folgenden einige Aspekte:

Dient der Melanismus der Thermoregulation?

Es ist eine bekannte physikalische Tatsache, daß dunkle Körper im Sonnenlicht sich schneller und stärker erwärmen als helle, wobei Volumen, Gestalt, Oberfläche und Orientierung zur Richtung der einfallenden Strahlung mitbestimmend sind. Umgekehrt geben schwarze Körper in der Dunkelheit die Wärme schneller wieder ab als weiße. Das ist von fundamentaler Bedeutung für wechselwarme Tiere, deren Wärmebilanz aus Wärmeaufnahme durch Sonneneinstrahlung und Wärmeabgabe durch Konvektion der umgebenden Luft für eine optimale Aktivitätsentfaltung ausgeglichen sein muß. Daneben sind die aus dem Stoffwechsel sich ergebende Wärme und der Wärmeverlust durch Verdampfung vernachlässigbare Größen. Die höchsten Temperaturen erreichen Körper, die sich bis zu 4 bis 6 cm über dem Erdboden befinden. In Höhen von 50 bis 100 cm über dem Boden wird die Körpertemperatur sehr viel stärker von der Lufttemperatur und den Körper umgebenden Konvektionsströmen (Wind) bestimmt. Je höher die Windgeschwindigkeit, desto größer ist der Wärmeverlust (PARRY 1951, KETTLEWELL 1973, MAY 1979, DE JONG 1997).

Bei starker Sonneneinstrahlung erreichen Insekten Körpertemperaturen, die denen gleichwarmer Tiere entsprechen oder diese noch übersteigen. Dem sind allerdings nach oben Grenzen gesetzt. Denn mit steigender Temperatur steigt auch die Verdunstung und die Gefahr der Austrockung (vgl. DESCIMON & RENON (1975): 459-460).

In hohen geographischen Breiten und im Hochgebirge beheimatete *Parnassius*-Arten (Papilionidae), *Pieris*- und *Colias*-Arten (Pieridae) nutzen durch ihr Verhalten eine Melaninanreicherung an der Basis ihrer Flügel geschickt aus, um besonders am Morgen ihre Körpertemperatur optimal einzuregeln (KINGSOLVER 1985a, 1985b, 1987, WATT 1968). Argynnini, Melitaeini und Erebiini (Nymphalidae) nehmen am Morgen mit weit geöffeneten Flügeln als erstes ein ausgiebiges Sonnenbad, um sich aufzuheizen (RAWLINS 1980). Ähnlich verfahren die Melanargien.

Nach Untersuchungen von SONNTAG (1981) erzielen die Imagines von *Melanargia galathea* in Mitteleuropa ihre höchsten Flügelschlagfrequenzen und ihre maximale Fluggewandtheit bei einer Thoraxtemperatur von etwa 30 °C. Bei bedecktem Himmel und einer Umgebungstemperatur von Werten unter 15-16 °C sind Flüge relativ selten. Sinkt die Körpertemperatur unter 12 °C hört jede Aktivität auf. Übersteigt die Thoraxtemperatur Werte von 37-38 °C, flüchten die Falter in den Schatten. Eine Erhöhung der Körpertemperatur durch Zittern mit den Flügeln tritt kaum in Erscheinung. Um die für ihre Aktivität optimale Thoraxtemperatur zu erreichen, sind demnach die Falter auf die Absorption der Wärmestrahlung der Sonne angewiesen.

In der Türkei konnte der Verfasser das thermoregulative Verhalten der melanistischen Populationen von *Melanargia syriaca* näher beobachten:

In den in einer Höhe zwischen 1000 und 1800 m NN liegenden Eichenbuschwald-Biotopen sitzen die Männchen am Morgen zum Aufwärmen an nackten Bodenstellen in der Sonne. Bald danach setzt ein nur selten 20 cm den Boden übersteigender Suchflug zwischen den krüppeligen Eichenbüschen nach Weibchen ein, die etwas später erwachen. Im Laufe des Vormittags besuchen sie Blüten zur Nahrungsaufnahme. Mit steigender Sonne und Hitze flüchten sie jedoch mehr und mehr in dichteres Gebüsch oder in die Kronen höherer Bäume. Nur gelegentlich kommen sie hervor, um einige Rundflüge zu machen und bald wieder im Laubwerk unterzutauchen. Erst am späteren Nachmittag erscheinen sie wieder an Blüten. Die robuster gebauten und meist weniger verdunkelten Weibchen halten dagegen selbst in der größten Mittagshitze Nektar spendende Blüten besetzt. Dies unterschiedliche Verhalten scheint darin begründet zu sein, daß den Männchen in ihrem Lebensraum nur selten feuchte Bodenstellen zur Verfügung stehen, an denen sie wie andere Tagfalter Wasser saugen könnten. Und selbst wenn nasse Stellen vorhanden sind, werden diese nur aufgesucht, wenn sie im Schatten liegen.

Die melanistische Oberseite der Flügel bringt den Männchen sicherlich den Vorteil, daß sie am Morgen bei niedriger Lufttemperatur dank ihrer guten Wärmeabsorption schnell die optimale Körperwärme erreichen und frühzeitig aktiv werden können, aber auch den Nachteil einer deutlichen Aktivitätsbeschränkung während der heißen Mittagsstunden.

Am Nurdağı Geçidi (Amanos-Gebirge), an dem zur Flugzeit der Falter oft ein sehr starker, kalter Wind weht, suchen beide Geschlechter während des Fluges die Nähe zum Boden. Hier ist eine wirksame Wärmeabsorption sinnvoll, um die Abkühlung durch den Wind wettzumachen und die Aktivität aufrechtzuerhalten (siehe auch RAWLINS 1980).

Hat der Melanismus eine Tarn- oder Warnfunktion?

Eine Tarnfunktion gegenüber Freßfeinden kann der Melanismus bestimmter *Melanargia*-Populationen vermutlich beim Sonnenbaden auf nacktem, dunklem Boden ausüben, wie umgekehrt die oberseits stark reduzierte und unterseits fast fehlende Schwarzzeichnung auf der Unterseite der Männchen und Weibchen von *Melanargia larissa massageta* STAUDINGER 1901 in den türkischen Provinzen Sivas und Malatya eine Anpassung an das helle, fast vege-

tationslose Gestein ihres Lebensraums sein kann. Sicher aber ist Krypsis keine für Melanargien allgemein gültige Eigenschaft, da sie ihre Aktivitäten nicht auf dem Erdboden oder an Baumstämmen, sondern auf Blüten der Krautvegetation vollziehen und Schutz in hohen Grasbüscheln suchen. Es gibt auch Beispiele dafür, daß Populationen, die einen gegenüber dem Durchschnitt der Art aufgehellten Habitus besitzen, Biotope mit dunklem Untergrund besiedeln, z. B. die Populationen von *Melanargia larissa noacki* in der Hochebene von Erzurum (Ostanatolien).

Bei manchen Tagfaltern dient eine Schwarz- (z. B. dem nordamerikanischen *Battus philenor* LINNAEUS 1771) bzw. Weißfärbung (z. B. den *Pieris*-Arten) der Flügel als warnende Abschreckung, um einen Freßfeind an eine frühere unangenehme Begegnung zu erinnern. Von Melanargien ist ein derartiger Aposematismus bisher nicht bekannt, aber auch nicht von der Hand zu weisen. Genaue Untersuchungen fehlen. Jedenfalls fällt auf, daß gerade Weibchen tagsüber, weithin sichtbar, oft stundenlang die gelben oder blau- bis rotvioletten Blütenkörbchen von *Cirsium*, *Carduus*, *Knautia* und *Scabiosa* oder die blauen bis rotvioletten Blüten verschiedener Borraginaceae besetzt halten, ohne von Vögeln weggeschnappt zu werden. Da dies aber von allen *Melanargia*-Populationen, melanistischen, durchschnittlich gezeichneten und extrem hellen, in gleicher Weise gilt, kann Aposematismus nicht als Erklärungsgrund für das Phänomen extrem verdunkelter *Melanargia*-Populationen herangezogen werden.

Hat der Melanismus Selektionswert?

In industriellen Ballungsräumen Großbritanniens, Nordwestdeutschlands, der Tschechischen Republik und Südfinnlands ist seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts in auffallender Weise eine Zunahme mehr oder weniger geschwärzter Individuen in den Populationen einer ganzen Reihe von Nachtfalter-Arten festzustellen, die mit ansteigenden Emissionen der Industrie, der Haushalte und des Verkehrs (Rußteilchen, Schwefeldioxid, Stickoxide, Schwermetalle) in Verbindung gebracht werden (CLEVE 1970, KETTLEWELL 1973, MIKKOLA 1980, NOVAK & SPITZER 1986, KROUPA et al. 1990, SOBOTNIK 1996). So hat in Mittelengland die schwarze Form *carbonaria* die ursprünglich vorhandene weiße, schwarz gesprenkelte typische Form des Birkenspanners (*Biston betularia* LINNAEUS 1758) zu über 90 % verdrängt. KETTLEWELL (1973) geht davon aus, daß schon immer in den Populationen, wenn auch sehr selten, die mutierte *carbonaria*-Form vorhanden war. Dadurch aber, daß durch die zunehmende Verunreinigung der Luft die Flechten abstarben und die Baumstämme und Äste, an denen die Falter tagsüber ruhen, immer verrußter wurden, verfehlte die helle Tarntracht der Falter ihre Wirkung. Sie wurden immer häufiger von Vögeln entdeckt und gefressen, während die schwarze Variante jetzt im Vorteil war und sich immer stärker vermehren konnte. Hinzu kommt, daß in den ersten Nachtstunden bei Temperaturen über 15 °C die schwarzen Weibchen von den Männchen stärker angeflogen werden und erst später in der Nacht bei Temperaturen unterhalb 15 °C die weißlichen Weibchen, da die schwarzen nachts bei sinkenden Temperaturen durch Wärmeabgabe schneller erklammen.

Bei dieser als „Industriemelanismus" bezeichneten Erscheinung spielt die Selektion für ihr Zustandekommen eine wichtige Rolle. Die Vorstellung KETTLEWELLS (1973) stößt inzwischen jedoch auf ziemliche Skepsis. Denn die Birkenspanner wählen als Ruheplatz keineswegs nur Baumstämme (MIKKOLA 1979, 1984, HOWLETT & MAJERUS 1987). Eine lineare Korrelation zwischen dem Schwefeldioxid-Gehalt der Luft und der visuellen Selektion ist zwar feststellbar, definiert aber noch keinen kausalen Zusammenhang. Zu berücksichtigen sind auch nichtvisuelle selektiv wirkende Parameter (MANI 1990). Für den Melanismus in der Gattung *Melanargia* kann Luftverunreinigung nicht als Ursache herangezogen werden, da die extrem verdunkelten Populationen weitab von emittierenden Industrieanlagen leben oder dort schon längst existierten, bevor sich Industrie ansiedelte. Schon durch das ganz andere Verhalten der Imagines fehlt von vornherein jede Grundlage für die Entwicklung eines Industriemelanismus nach dem Modell des Birkenspanners. Wo helle und dunkle Morphen derselben Art mit unterschiedlicher Anpassungsfähigkeit in einem Habitat zusammen vorkommen, wie bei *Biston*

betularia oder nach DE JONG (1997) dem Zweipunktmarienkäfer *Adalia bipunctata*, können Veränderungen der physikalischen Umwelt sich selektiv zu Gunsten der einen oder anderen Morphe auswirken. Wo aber sollte in einer homogen melanistischen Population unter im wesentlichen gleichbleibenden klimatischen Bedingungen eine Auslese angreifen? Sie könnte höchstens zum Erhalt der Homogenität beitragen, indem sie Individuen mit einer genetisch bedingten etwas stärkeren Aufhellung der Flügel immer wieder ausmerzt. Das könnte besonders in Kontaktzonen mit weniger verdunkelten Populationen der Fall sein. Aber nach dem jetzigen Kenntnisstand ist kein Faktor greifbar, der eine so scharfe Auslese bewirken könnte. Nur im Falle der Populationen des Amanosgebirges könnten die kalten Winde eine Selektion im Sinne der Förderung möglichst dunkler Individuen verursachen. Diese Vermutung wird dadurch nahe gelegt, daß die helleren Populationen von *Melanargia syriaca syriaca* im südlich und nördlich anschließenden Bereich des Areals in Biotopen leben, die aufgrund ihrer Topographie und Hochwaldbedeckung weniger windig sind. Wie wenig aber eine solche Vermutung verallgemeinert werden darf, erweist die Tatsache, daß ausgerechnet auf der relativ kalten Hochebene von Erzurum (um 2000 m NN), über die im Juni oft ein so heftiger Wind weht, daß Flugzeuge nicht landen und starten können, die hellsten Populationen von *Melanargia larissa noacki* vorkommen. Es müssen also auch noch andere Faktoren verantwortlich sein, die nicht unmittelbar erkennbar sind. Der Selektionswert des Melanismus der Melanargien ist nicht unmittelbar einsichtig. Denkbar ist jedoch, daß die Selektion im Verlaufe der Speziation und Evolution zu den heutigen Formen durchaus eine Rolle gespielt hat.

Hat der Melanismus Reliktcharakter?

In historisch-chorologischer Sicht fällt auf, daß die meisten melanistischen Populationen im südlichen Ostchina in einem subtropisch feuchtwarmen Klima vorkommen. Dieses Gebiet ist seit langem als Refugium zahlreicher Pflanzen- und Tierarten bekannt (WAGENER 1959-1961, DE LATTIN 1967), die vor zwei bis drei Millionen Jahren auch im Vorderen Orient und in Europa vorkamen, hier aber infolge der zyklischen pleistozänen Klimaänderungen ausstarben oder in klimatisch besonders begünstigte Kleinrefugien abgedrängt wurden. Könnte es nicht sein, daß gerade diese ostchinesischen melanistischen Populationen den Ursprüngen der Melanargien am nächsten sind und den ursprünglichen Habitus der Gattung am besten bewahrt haben, die helleren Populationen aber interglaziäre und postglaziäre jüngere Anpassungen an kühlere und trockenere Gebiete darstellen? Und nicht umgekehrt die melanistischen Populationen Anpassungen einer ursprünglich hellen Ausgangsmorphe an ein feuchtwarmes Klima sind, wie man zunächst anzunehmen geneigt ist. Es ist jedenfalls auffallend, daß die heute von melanistischen *Melanargia*-Populationen besiedelten Gebiete auch sonst als quartäre Kleinrefugien für zahlreiche Pflanzen und Tiere erkannt wurden. Das gilt für den Tapaishan und Mienshan in China (WAGENER 1959-1961) ebenso wie für das Zab-Tal und Amanosgebirge in der Türkei (WAGENER in HESSELBARTH, VAN OORSCHOT & WAGENER 1995: Band 1) wie auch für einige südliche Alpentäler (REICHL 1962, 1975).

Legt man diese Vorstellung zugrunde, ist der Melanismus in der Gattung *Melanargia* ein Reliktmelanismus hohen evolutionsgeschichtlichen Alters. KETTLEWELL (1973) bezeichnete bereits das Vorkommen erhöhter Zahlen melanistischer Individuen von *Biston betularia* in Populationen, für die ein Einfluß der Luftverunreinigung nicht nachgewiesen werden konnte, als „Reliktmelanismus". Hier wird dieser Begriff in einem inhaltlich umfassenderen Sinn gebraucht als Arbeitshypothese zur Erklärung des Auftretens melanistischer Populationen innerhalb der Gattung *Melanargia*. Eine Hypothese, die vielleicht besser als irgendein anderer Ansatz dieses Phänomen erhellt, wenn damit auch noch keineswegs seine sehr komplexen populationsgenetischen, biochemischen und ökophysiologischen Seiten erklärt sind.

Danksagung

Der Verfasser dankt Herrn W.N. Ellis, Amsterdam, für die kritische Durchsicht einer früheren Fassung des Manuskripts und wertvolle Verbesserungsvorschläge.

Zusammenfassung

Es wird das Auftreten extrem verdunkelter Populationen mehrerer Tagfalter-Arten der Gattung *Melanargia* beschrieben. Da jedoch bisher keine experimentellen Untersuchungen vorliegen, kann das Phänomen nur als solches angesprochen und aus Beobachtungen und Merkmalsanalysen auf eine gewisse klimaparallele Variation äußerst komplexer Natur geschlossen werden. Verschiedene Möglichkeiten zur Erklärung des Phänomens (Thermoregulation, Krypsis, Selektion) werden diskutiert. Da diese Ansätze zu keiner befriedigenden Antwort führen, wird als mögliche Lösung die Hypothese vorgeschlagen, daß es sich bei den melanistischen Populationen um Tertiärrelikte handelt, die vorwiegend in Glazialrefugien vorkommen, während die „normal" hellen und extrem aufgehellten Populationen eher Anpassungen an die quartären Klimaschwankungen darstellen.

Literatur

ARHEILGER T. (1980): Beschreibung einer Zucht von *Melanargia galathea magdalenae* REICHL (Lep. Satyridae). — Nachr. ent. Ver. Apollo, Frankfurt am Main, N.F. **1**(3-4): 72-76, 6 Abbildungen.

CLEVE K. (1970): Die Erforschung der Ursachen für das Auftreten melanistischer Schmetterlingsformen im Laufe der letzten hundert Jahre. — Z. angew. Ent. **65**: 371-387.

COLLIER A.E. (1955): A note on *Agapetes* (*Melanargia*) *galathea* L., ab *aperta* REBEL. — Ent. Rec. **67**: 1-5.

DESCIMON H. & C. RENON (1975): Mélanisme et facteurs climatiques: I - Étude biométrique de la variation de *Melanargia galathea* (LINNÉ) (Lépidoptera Satyridae) en France. — Arch. Zool. exp. gén. **116**(2): 255-292, 1 SW-Taf. 4 Tab., 6 Fig.

DESCIMON H. & C. RENON (1975): Mélanisme et facteurs climatiques: II - Corrélation entre la mélanisation et certaines facteurs climatiques chez *Melanargia galathea* (LINNÉ) (Lépidoptera Satyridae) en France. — Arch. Zool. exp. gén. **116**(3): 437-468, 6 Fig.

FÜRSCH H. (1967): Familie Coccinellidae (Marienkäfer). — In: FREUDE H., HARDE K.W. & G.A. LOHSE: Die Käfer Mitteleuropas. Band 7: 227-279. Krefeld. Goecke und Evers.

HESSELBARTH G., VAN OORSCHOT H. & S. WAGENER (1995): Die Tagfalter der Türkei unter Berücksichtigung der angrenzenden Länder. — Band 1+2: 1354 Seiten, 75 Textffiguren, 21 Tabellen., 2 farbige Karten, 36 Farbtafeln; Band 3: 847 Seiten, 234 Farbtafeln, 13 Schwarzweiß Tafeln, 342 Verbreitungskarten. Bocholt. Selbstverlag P. S. Wagener.

HOULBERT C. (1922): Contribution à l'étude des Melanargiinae de Chine et de Sibérie. — In: OBERTHÜR C.: Études de Lépidoptérologie comparée **19**(2): 113-163. Rennes.

HOWLETT R.J. & M.E.N. MAJERUS (1987): The understanding of industrial melansim in the peppered moth (*Biston betularia*) (Lepidoptera: Geometridae). — Biol. J. Linn. Soc. **30**: 31-44.

JONG P.W. DE. (1997): Evolutionary genetics of the two-spot ladybird. Dissertation. Universität Leiden. 158 + 2 S. Zahlreiche Abbildungen und Tabellen.

JUTZELER D., RUSSO L. & E. DE BROS (1995): Les premiers états de *Melanargia russiae* ssp. *japygia* (CYRILLO 1787) de «Le Murge» (Pouille, I) et recherches sur la variabilité de ce taxon (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). — Linneana Belgica 15: 182-188, 33 zum Teil farbige Figuren.

JUTZELER D., GRILLO N, RUSSO L., NARDELLI U. & E. DE BROS (1996): Position taxinomique et biologie de *Melanargia pherusa* (BOISDUVAL, 1833) de Sicile selon les stades pré-imaginaux (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). — Linneana Belgica **15**: 203-213, 22 zum Teil farbige Figuren.

KAYSER H. (1985): Pigments: Melanins. S.389-396. In: KERKUT G.A. & L.I. GILBERT (Hrsg.): Comprehensive insect physiology biochemistry and pharmacology. Pergamon Press, Oxford.

KETTLEWELL B. (1973): The evolution of melanism. Oxford. Clarendon Press. XXIV + 423 S., zahlreiche, zum Teil farbige Abbildungen, Appendix.

KINGSOLVER J.G. (1985a): Thermal ecology of *Pieris* butterflies (Lepidoptera: Pieridae): a new mechanism of behavioral thermoregulation. — Oecologia (Berlin) (1985) **66**: 540-545, 11 Textfiguren.

KINGSOLVER J.G. (1985b): Thermoregulatory significance of wing melanization in *Pieris* butterflies (Lepidoptera: Pieridae): physics, posture, and pattern. — Ecologia (Berlin) (1985) **66**: 546-553, 10 Textfiguren.

KINGSOLVER J.G. (1987): Predation, thermoregulation, and wing color in pierid butterflies. — Oecologia (Berlin) (1987) **73**: 301-306.

KROUPA M., SPITZER K. & I. NOVAK (1990): The heavy metals content in melanic and typical forms of *Biston betularia* (Lepidoptera, Geometridae) and its bioindicator significance. — Acta ent. bohemoslov. **87**: 249-252.

LATTIN G. de (1967): Grundriss der Zoogeographie. 602 Seiten, 170 Abbildungen und 25 Tabellen im Text. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart.

MANI G.S. (1990): Theoretical models of melanism in *Biston betularia*, a review — Biol. J. Linn. Soc. **39** 355-371, 4 figures.

MAY M.L. (1979): Insect thermoregulation. — Ann. Rev. Entomol. 1979, **24**: 313-349.

MIKKOLA K. (1979): Resting site selection of *Oligia* and *Biston moths* (Lepidoptera: Noctuidae and Geometridae). — Annales entomologici Fennici, **45**: 81-87.

MIKKOLA K. (1980): Origin and genetics of industrial melanism of *Oligia strigilis* (L.) in Finland (Lepidoptera: Noctuidae). — Ent. scand. **11**: 1-8, 5 Figuren.

MIKKOLA K. (1984): On the selective force acting in the industrial melanism of *Biston* and *Oligia moths* (Lepidoptera: Geometridae and Noctuidae). — Biol. J. Linn. Soc., **21**: 409-421.

NOVAK I. & K. SPITZER (1986): Industrial melanism in *Biston betularia* (Lepidoptera, Geometridae) in Czechoslovakia. — Acta ent. bohemoslov. **83**: 185-191.

OBERTHÜR C. (1894): Lépidoptères d'Europe, d'Algérie, d'Asie et d'Océanie. Études d'Entomologie XIX: 1-41, 8 Farbtafeln.

PARRY D.A. (1951): Factors determining the temperature of terrestrial arthropods in sunlight. — J. Exp. Biol. **28**: 445-462.

RAWLINS J.E. (1980): Thermoregulation by the black swallowtail butterfly, *Papilio polyxenes* (Lepidoptera: Papilionidae). — Ecology, **61**(2): 345-357, 9 Abbildungen.

REICHL E.R. (1962): Populationsgenetische Untersuchungen an *Zygaena transalpina* ESP. I Ssp. *tilaventa* HOLIK. — Biol. Glasnik **15**: 141-156, 3 Tab., 3 Diagr., 2 Arealkart.

REICHL E.R. (1975): Die Rassenbildung von *Melanargia galathea* L. im westlichen Friaul (Lep., Satyridae). — Z. Arbeitsgem. österr. Ent. **26**(1974)(2-4): 33-40, 2 Tab., 5 Abb.

ROBINSON R. (1971): Lepidoptera Genetics. International Series of Monographs in Pure and Applied Biology Zoology Division, Volume 46. Pergamon Press.

SCHWANWITSCH B.N. (1931): Evolution of the wing-pattern in palaearctic Satyridae. II. Genus *Melanargia*. — Z. Morph. Ökol. Tiere **21**: 316-408, 4 Taf.

SOBOTNIK J. (1996): Industrial melanism in Lepidoptera of selected ecosystems in South Bohemia and its bioindicator values. — Sbor. Jihoces. Muz. v Ces. Budejovicich **36**: 75-86 (Tschechisch).

SONNTAG G. (1981): Öko-ethologische Untersuchungen zur Sexualbiologie des Schachbrettfalters (*Agapetes galathea* L.) unter besonderer Berücksichtigung thermobiologischer Aspekte. — Z. Tierpsychol. **56**(2): 169-186.

SPICHER H. (1984): Microévolution chez *Melanargia galathea* L. (Lepidoptera, Satyridae). — Lizentiatsarbeit. Inst. Zool. Univ. Bern, Schweiz, 59 S.

THOMSON R.H. (1960): Insect Pigments. — XI. Internationaler Kongress für Entomologie Wien 1960, Band **3**: 21-43.

WAGENER S. (1959-1961): Monographie der ostasiatischen Formen der Gattung *Melanargia* MEIGEN (Lepidoptera, Satyridae). — Zoologica, **108**: 252 S., 56 Taf., 8 Kartenbeilagen, 13 Tab., 26 Abb.

WAGENER S. (1976): *Melanargia larissa lesbina* subspecies nova (Lepidoptera, Satyridae). — NachrBl. bayer. Ent. 25(3): 40-43, 1 Abb.

WAGENER S. (1983a): Zwei neue *Melanargia*-Formen aus Anatolien (Lepidoptera, Satyridae). — Atalanta (Würzburg), 14(4): 247-299, 8 Taf. , 4 Tab., 2 Verbreitungskarten.

WAGENER S. (1983b): Zur Taxonomie, Nomenklatur und Verbreitung von *Melanargia titea* (KLUG, 1832) (Lepidoptera: Satyridae). — Nota lepid., 6(2-3): 175-188, 4 Taf., 1 Verbreitungskarte.

WATT W.B. (1968): Adaptive significance of pigment polymorphisms in *Colias* butterflies. I. Variation of melanin pigment in relation to thermo-regulation. — Evolution (Lancaster Pa.) 22: 437-458.

WEBER H. (1974): Grundriß der Insektenkunde. 5. von Herbert Weidner völlig überarbeitete Auflage. Stuttgart. Gustav Fischer Verlag. 640 Seiten, 287 Abbildungen.

Anschrift des Verfassers: Dr. P. Sigbert WAGENER
Hemdener Weg 19
D-46399 Bocholt